Caldasia 16 (79): 501-508, 1991

NOTAS SOBRE LA TAXONOMIA Y DISTRIBUCION DE PASSALIDAE (INSECTA: COLEOPTERA) EN COLOMBIA Y DESCRIPCION DE UNA NUEVA ESPECIE

PEDRO REYES-CASTILLO

Instituto de Ecología Apartado Postal 63, 91000 Xalapa, Veracruz. México

GERMAN AMAT GARCÍA

Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. A.A. 56710 Bogotá, Colombia

Resumen

Se comentan aspectos de la taxonomía de Passalidae, con una reseña de los géneros presentes, especies registradas y distribución de los géneros *Passalus* Fabricius y *Veturius* Kaup en Colombia. Se destacan algunos aspectos de carácter biogeográfico y ecológico y se describe *Passalus chingaencis,* una especie montana con distribución en el bosque altoandino de la Cordillera Oriental.

Abstract

This investigation presents some taxonomical aspects of Passalidae with a summary of the genera and reported species in Colombia. The distribution of *Passalus* Fabricius and *Veturius* is anoted and some ecological and biogeographical aspects are given. Finally *Passalus chingaencis* is described from the andean forest of the Eastern Andes of Colombia.

Introducción

Passalidae es una familia de Coleoptera cuyas especies se caracterizan por presentar cuerpo alargado, deprimido, submentón grande y clavas antenales lameladas con impedimentos de superposición (Fig. 1): jerárquicamente la familia está ubicada en el suborden Polyphaga, serie Scarabaeiformia. Las especies de esta familia se distribuyen principalmente en las zonas tropicales y templado-húmedas del mundo. De acuerdo con Reyes-Castillo (1970), la familia cuenta con dos subfamilias: Aulacocyclinae Kaup. 1868 y Passalinae Gravely. 1918, ambas con un total de 56 géneros existentes. El número de especies descritas en la actualidad es de aproximadamente 600.

Las especies neotropicales se incluyen en 2 tribus: Proculini Kaup, 1868 y Passalini Reyes-Castillo, 1970. Proculini es un grupo eminentemente neotropical conformado por 19 géneros, con un alto grado de endemismo de especies y amplia distribución en áreas montanas. Passalinae es un grupo pantropical que cuenta con 33 géneros; tan sólo 3 géneros son americanos, pero con una gran diversificación de especies.

La familia es un grupo típicamente gondwaniano, lo que significa que el grupo se originó posterior a la separación de la Pangea en Laurasia y Gondwana; la Gondwana estaba conformada por lo que actualmente son Suramérica, Africa, India, Australia, Madagascar y La Antártida.

Para comprender históricamente al grupo se consideran como centros de origen y diversificación la región de las Guayanas (zona biogeográfica Neotropical) y parte de Centroamérica, donde se encuentra la Zona Mexicana de Transición o de convergencia entre las zonas biogeográficas Neártica y Neotropical (Halffter, 1964). Todo parece indicar que el área primaria de evolución del grupo correspondió a lo que es hoy el macizo de las Guayanas; el linaje migró, junto con otros elementos entomofaunísticos durante el Mioceno hacia la Zona de Transición (Halffter, 1987) y finalmente se cumplió la dispersión reciente hacia Suramérica (Halffter, 1978).

El ciclo biológico de casi la totalidad de las especies transcurre en el interior de troncos, donde los organismos encuentran suficiente ali-

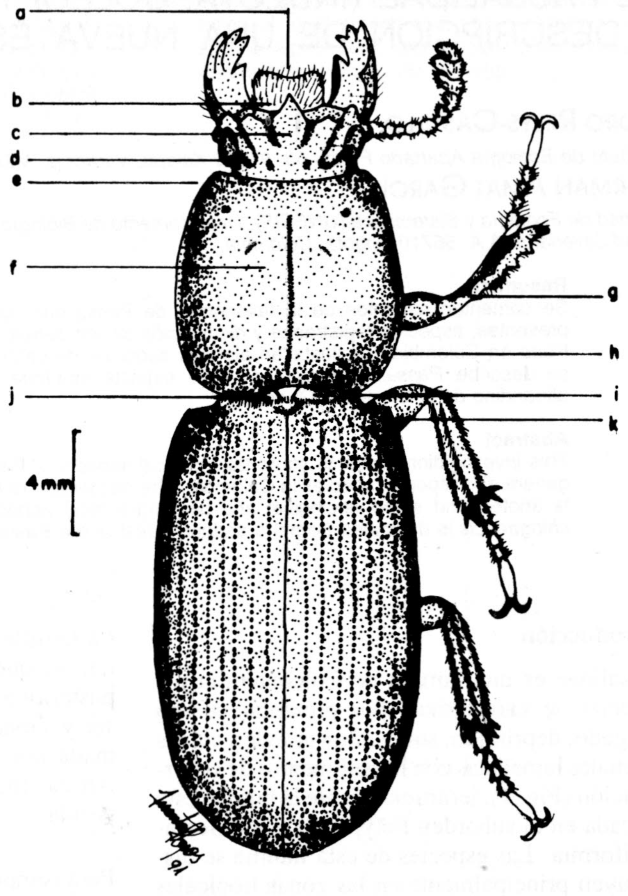

Figura 1. Plan corporal básico en Passalidae. a) labro. b) clípeo. c) diente central. d) tubérculo ocular. e) ángulo anterior del pronoto. f) surco medio g) quilla longitudinal de la tibia anterior. h) surco marginal. i) mesepisterno. j) pedúnculo elitral. k) húmero.

mento, refugio y condiciones microambientales más estables que en el medio circundante. Estos insectos son considerados saproxilófagos, es decir, consumidores de material rico en madera descompuesta, hábito que permite la incorporación de la materia en los ciclos de nutrientes (Castillo, 1987). En el interior de un tronco se encuentran las galerías, en las cuales habitan las colonias constituidas por individuos adultos padres, larvas en sus diferentes estadíos, y huevos. Las larvas son regularmente alimentadas por los padres; por esta organización social observada, Passalidae se caracteriza como un grupo subsocial (Wilson, 1971: Jarman & Reyes-Castillo, 1985).

La distribución ecológica de Passalidae está íntimamente ligada a la distribución de los bosques húmedos montanos y de las zonas bajas; **Castillo** (1987) registra para México altos grados de asociación de las especies con bosques de gran cobertura en especies de Anacardiaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Fagaceae, Malvaceae, Meliaceae, Moraceae y Polygonaceae.

Passalus (Pertinax) chingaencis sp. nov., Reyes-Castillo & Amat (Fig. 2).

TIPO: COLOMBIA. CUNDINAMARCA. Parque Nacional Natural Chingaza. Sector Ventanas. 2800 m alt. Bosque altoandino. Depositado

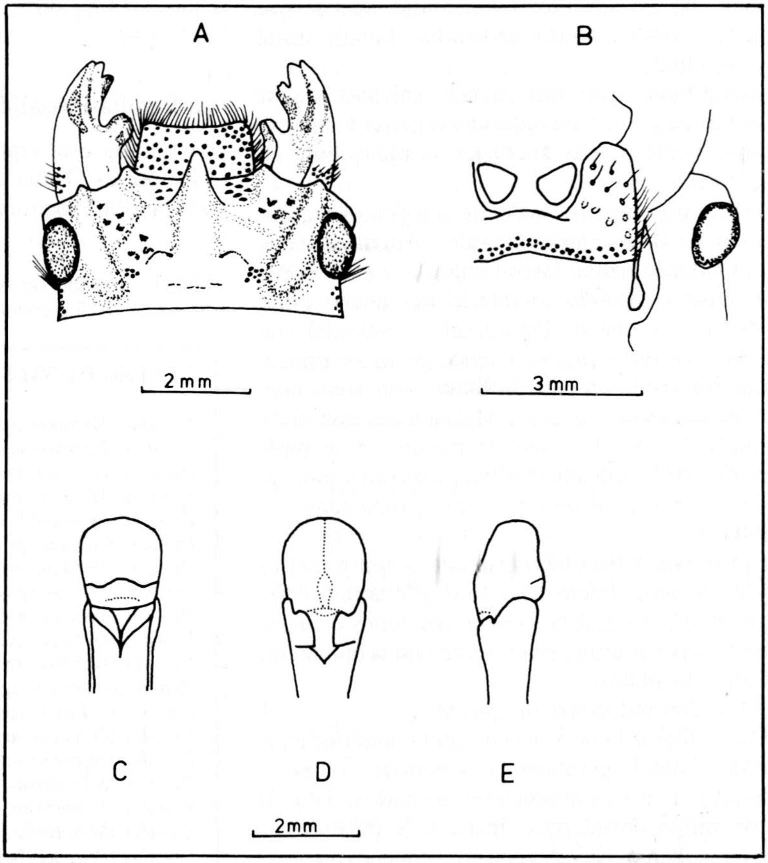

Figura 2. *Passalus chingaencis* Reyes-Castillo & Amat. A) cabeza, vista dorsal. B) labio y región ocular, vista ventral. C-D-E) edeago, vistas dorsal, ventral y lateral respectivamente.

en: Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Javeriana (MUJ-C-P-105). Bogotá. Colombia.

Holótipo: MUJ: parátipos: Instituto de Ecología. Veracruz. México. Instituto de Ciencias Naturales (ICN-MHN). Universidad Nacional, Bogotá, Colombia.

ETIMOLOGÍA: el epíteto específico hace referencia al lugar de donde proviene el ejemplar tipo, en este caso, el Parque Nacional Natural Chingaza.

DESCRIPCIÓN (Adulto): cabeza: borde anterior ligeramente cóncavo, con pubescencia ralamente distribuida. Borde anterior de la cabeza recto, con incipiente muesca central. Tubérculos externos redondeados, bien marcados y continuándose con la quilla frontal. Area frontal rectangular y rugosa. Tubérculos internos muy reducidos. Quillas frontales originándose en la base de la EMF (Estructura Media Frontal) arqueadas y marcadas. EMF tipo "falsus"; diente central largo, que sobrepasa el borde frontal anterior, inclinado, con ápice libre y redondeado, en la base posterior con leve surco dorsal; quillas transversales, cortas y tuberculadas. Surco occipital bicóncavo, parte media casi borrada y laterales bien definidas. Quillas supraorbitales y abultadas; ángulo cefálico anterior redondeado. *Canthus* ocular corto, con ápice obtuso. Ojo subglobular reducido. Lígula tridentada, diente central largo y agudo, parte media plana. Mentón con ciactrices basales poco marcadas, subovales, punteada-pubescentes; parte media basal punteada-pubescente, sobre el margen posterior; proceso hipostomal alargado y poco separado del mentón. Antenas con maza antenal trilamelada, de tres a cuatro veces más anchas que largas, pero no muy reducidas; lamela distal ensanchada.

Mandíbulas: con tres dientes apicales; diente dorsal largo y ápice redondeado; diente interno unidentado y más ancho en la mandíbula izquierda

Tórax: pronoto liso, brillante con puntos escasos sobre cicatriz y surcos laterales. Angulo anterior redondeado; surco lateral angosto y en el borde anterior ocupando un tercio del ancho total. Prosternón opaco. Prosternelo romboidal con área brillante y rugosa y ápice posterior truncado. Mesosternón liso, brillante, con áreas laterales angostas y opacas. Metasternón con disco limitado con un grupo de puntos en su parte posterior; foseta anterior muy angosta y punteada. Area lateral anterior con agrupaciones de puntos.

Elitros con estrías bien marcadas, puntos fuertes y uniformes, interestrías lisas y glabras. Parte anterior lisa y glabra, con agrupaciones de sedas en la parte inferior, en el límite con la epipleura. *Humerus* glabro.

Alas: con reducción incipiente.

Patas: fémur I con surco marginal anterior marcado. Tibia I ligeramente ensanchada, con espolones con ápices también ensanchados. Tibia II con quilla dorsal poco marcada y pubescencia escasa, dientes laterales con dos pequeños dientes. Quilla III sin dientes laterales.

Abdomen: último esternito abdominal con surco marginal en su parte media.

Edeago: parte dorsal no esclerosada. Pieza basal de igual longitud que el lóbulo medio. Parámetros ensanchados en vista lateral (Figs. 2C-E).

Dimensiones. Longitud total 32.6-34 mm; longitud pronotal 7.0-8.1 mm; longitud elitral 17.4-19.8 mm; anchura pronotal 9.5 = 10.9 mm; anchura humeral 9.4-10.4 mm; anchura cefálica 6.5-7.4 mm.

MATERIAL REVISADO: CUNDINAMARCA. 10♂♂, 8 ♀♀. Parque Nacional Natural Chingaza. Sector Ventanas. 30-V-90. Reyes-Castillo & Amat leg. MUJ-C-P 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 123, 123. 3 ♂♂. Municipio de Junín. 5-8-90. L. Pavajeau leg. MUJ-C-P 124, 125, 126. 2 ♂♂. Parque Nacional Chingaza. Sector Chuza. 15-11-90. G. Quitiaquez leg. MUJ-C-P 127, 128.

La familia Passalidae en Colombia

La familia está representada en Colombia por 64 especies (Tabla 1), agrupadas en 7 géneros, 6 de la tribu Proculini y 2 de Passalini (Tabla 2).

Tabla 1 Listado de especies de Passalidae Leach 1815 presentes en Colombia

GENERO *PASSALUS*

Passalus (Pertinax) convexus Dalman
Passalus (Pertinax) caelatus Erickson
Passalus (Pertinax) latifrons Percheron
Passalus (Pertinax) anguliferus Percheron
Passalus (Pertinax) brevifrons (Kuwert)
Passalus (Pertinax) guatemalensis (Kaup)
Passalus (Pertinax) incertus Percheron
Passalus (Pertinax) maillei Percheron
Passalus (Pertinax) morio Percheron
Passalus (Pertinax) punctatostriatus Percheron
Passalus (Pertinax) puntulatus (Kaup)
Passalus (Pertinax) rugosus Gravely
Passalus (Pertinax) spinifer Percheron
Passalus (Pertinax) stultus (Kuwert)
Passalus (Pertinax) sulcatifrons (Kuwert)
Passalus (Mitrorhinus) kleinei (Kuwert)
Passalus (Mitrorhinus) latidens (Kuwert)
Passalus (Mitrorhinus) arrowi Hincks
Passalus (Pertinax) beilingi Kuwert
Passalus (Pertinax) alticola (= *P. curtus*
Passalus (Pertinax) bucki Luederwaldt
Passalus (Pertinax) epiphanioides (Kuwert)
Passalus (Pertinax) umbriensis Hincks
Passalus (Pertinax) michaeli (Kuwert)
Passalus (Pertinax) rusticus Percheron
Passalus (Pertinax) confusus (Kuwert)
Passalus (Pertinax) gracilis Kaup
Passalus (Pertinax) luederwaldti Hincks
Passalus (Pertinax) mucronatus Burmeister
Passalus (Pertinax) nasutus Percheron
Passalus (Pertinax) pugionatus Burmeister
Passalus (Pertinax) sagittarius Smith
Passalus (Pertinax) interruptus Linneo
Passalus (Pertinax) interstitialis Eschscholtz
Passalus (Pertinax) suturalis Burmeister
Passalus (Pertinax) unicornis Lepeletier & Serville
Passalus (Pertinax) spinulosus Hincks
Passalus (Passalus) glaberrimus Eschscholtz

GENERO *PAXILLUS*

Paxillus leachi Mac Leay
Paxillus pentaphylus Luederwaldt

GENERO PETREJOIDES
Petrejoides sp. Kuwert

GENERO POPILIUS

Popilius parvicornis (Gravely)
Popilius fisheri (Pereira)
Popilius gibbosus (Burmeister)
Popilius marginatus Percheron
Popilius eclipticus (Truqui)
Popilius novus Kuwert (= P. thiemei)
Popilius tau (Kaup)
Popilius varius Kuwert

GENERO *PUBLIUS*

Publius crassus (Smith)
Publius oberthuri Hincks
Publius libericornis Luederwaldt
Publius impressus Hincks

GENERO *VERRES*

Verres furcilabris (Eschscholtz)
Verres stenbergianus Zang

GENERO *VETURIUS*

Veturius plathyrhinus (Wetswood)
Veturius transversus (Dalman)
Veturius assimilis (Weber)
Veturius lowrensi Doesburg
Veturius oberthuri (Hincks)
Veturius galeatus
Veturius caquetaensis
Veturius heydeni Kaup
Veturius sinuosus (Drapiez)

Especies de los géneros *Paxillus* Fabricius, 1972. *Petrejoides* Kuwert, 1986. *Popilius* Kaup, 1871, se distribuyen preferentemente en la cordillera Oriental; *Verres* Kaup, 1871 corresponde a un género con distribución en las zonas bajas de los valles internadinos y regiones como la Orinoquia y la Amazonia: *Passalus* Fabricius, 1792 y *Veturius* Kaup, 1871, son dos de los géneros con más riqueza en especies neotropicales (aproximadamente 180), son los únicos géneros con distribución de sus especies en áreas de alta y baja altitud. Los dos géneros están representados en Colombia por 47 especies (Fig. 3).

En la actualidad no existe información particular sobre los Passalidae de Colombia, a excepción del trabajo de Doesburg en 1957, donde registra algunas especies: la información obtenida en este estudio procede de revisiones efectuadas a partir de colecciones de referencia del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional, del Museo de la Pontificia Universidad Javeriana, del Museo Francisco Luis Gallego, de la colección personal del primer autor, entre otros. Se consignaron también los registros para Colombia a partir de estudios regionales como los de Moreira (1925). Vulcano & Ferreira (1967) Reyes-Castillo (1970), Boucher (1986) y del catálogo de Blackwelder (1944). (Tabla 2).

Tabla 2. Géneros de Passalidae: Coleóptera y sus tendencias de distribución regional en Colombia.

Género	No. spp	Tribu	Area de Distrib.	Origen
Passalus Fabricius, 1792	38	Passalini	Andina. Amazónica.	SB
Paxillus MacLeay, 1819	2	Passalini	Piedemonte. Orinocense. Andina.	SB
Veturius Kaup, 1871	9	Proculini	Andina. Piedemonte Amazónica.	SB
Verres Kaup, 1871	2	Proculini	Piedemonte. Orinocense. Andina.	SB
Publius Kaup, 1871	4	Proculini	Piedemonte Amazónica.	M
Popilius Kaup, 1871	8	Proculini	Amazónica. Andina.	SB
Petrejoides Kuwert, 1896	1	Proculini	Andina.	M

SB =de Selva Baja; M = Montano.

Dada la complejidad orogénica andina, se supone la existencia de un alto número de especies con distribución insular o endémica. El reconocimiento taxonómico es apenas preliminar, ya que especies de géneros como *Petrejoides* o *Proculus* apenas se han colectado por primera vez en los bosques andinos. El género *Verres*, originario de zonas de baja altitud, reviste gran importancia, ya que *Verres furcilabris* y *Verres stenbergianus* son 2 de las 3 especies típicamente suramericanas que no se conocían en el país (Fig. 3). Especies del género *Spasalus* todavía no se han registrado para Colombia. Todo lo anterior indica la necesidad de colecciones intensas que cubran regiones tan importantes como

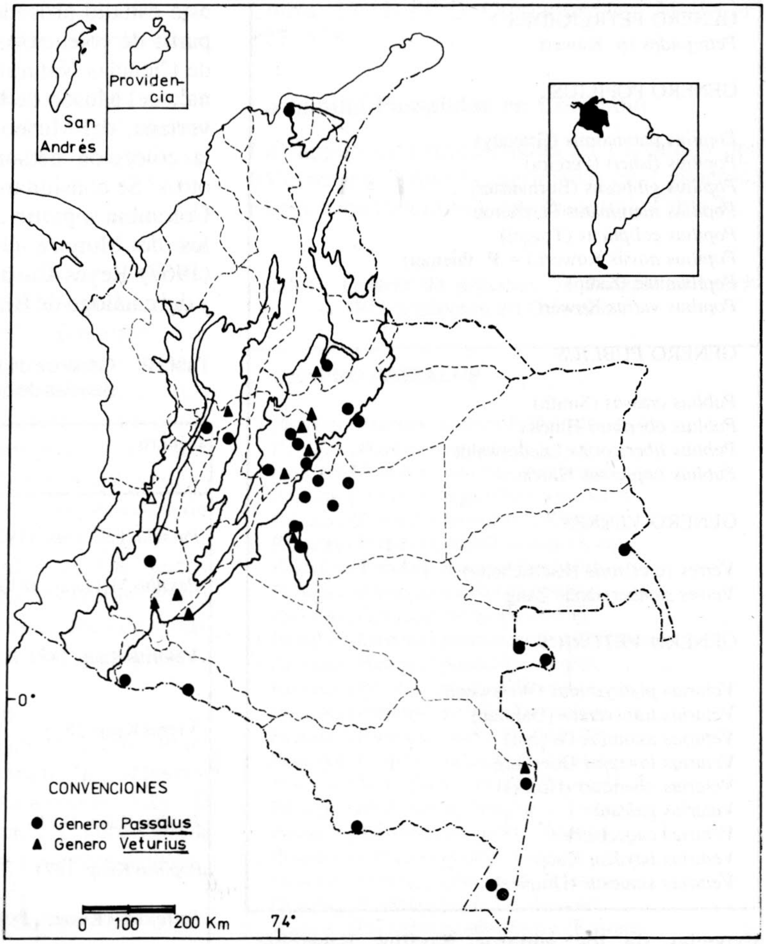

Figura 3. Distribución de los géneros *Passalus* Fabricius y *Veturius*. Kaup (Coleóptera: Passalidae) en Colombia.

las cordilleras Central y Occidental, el Chocó. Las Sierras Nevada de Santa Marta y de La Macarena. Indudablemente el conocimiento de las especies procedentes de tales regiones permitirá una estimación real de las especies existentes en Colombia, así como esclarecer aspectos biogeográficos de la familia Passalidae en Suramérica. Desde el punto de vista zoogeográfico, Colombia es el país de mayor importancia en Suramérica debido a que en su territorio confluyen faunas de Passalidae con afinidades Guyano-Amazónica y Mesoamericana.

El género *Passalus* Fabricius, 1792, en Colombia

El género *Passalus* fue descrito por primera vez como especie en 1792, es el taxón más antiguo y único de Passalidae hasta 1868. Desde 1868 hasta 1905 el número de géneros aumentó debido al carácter artificial de los sistemas de clasificación propuestos y a la carencia de criterios naturales; en la actualidad muchas especies de *Passalus* se encuentran incluidos en otros géneros.

En 1918, Gravely estableció géneros más naturales con relación a los considerados hasta entonces. Kaup (1871). Luederwaldt (1931) y Hincks (1940) figuran como los estudiosos de más relevancia hasta 1950; el segundo de los autores mencionados propuso subdivisiones a nivel genérico. Para más información sobre la historia taxonómica reciente del grupo véase a Reyes-Castillo (1970).

A *Passalus* se le suele subdividir en tres subgéneros: *Pertinax*. *Mitrorhinux* y *Passalus (sensus strictus)*: los dos primeros pasaron a la categoría de sinonimias a nivel genérico. El carácter utilizado para la delimitación de estos grupos se basa en las variaciones morfológicas a nivel del borde cefálico anterior.

Reyes-Castillo (1970) considera de gran utilidad la creación de las secciones: dentro del subgénero *Passalus s. str: Phoroneus*. *Petrejeus* y *Neleus*.

Passalus es un género originado en Suramérica y presente, además de esta región, en Centroamérica y las Antillas. Cuenta con 150 especies, de las cuales el 60% son exclusivamente suramericanas, el 16% se distribuye en Centroamérica (Zona de Transición mexicana) y el 2% en Las Antillas; el 22% restante incluye aquellas especies con una amplia distribución, desde México hasta el norte de Suramérica (Reyes-Castillo, 1970). Existen también registros con poca significancia para Norteamérica (Arnett. 1968: Campbell, 1978).

Passalus es el género con mayor distribución de especies en el país; de acuerdo con los registros obtenidos, las 38 especies presentan un rasgo de distribución altitudinal entre 100 y 2.860 m. alt. Se conoce parcialmente la distribución geográfica de 25 especies en el país (ver tabla 3): de las 13 especies restantes sólo aparecen los registros para Colombia pero sin localidad (Candeze, 1861: Kaup, 1931: Luederwaldt, 1931: Hincks, 1940: Schuster & Reyes-Castillo, 1980).

Se aprecia una gran diversificación del grupo en la región Amazónica, que incluye tanto especies de gran distribución *Passalus interruptus*.Lin., *P. interstitialis* Eschscholtz, *P. mucronatus* Burmesteiry como endémicas de esta región. Esto indica que el origen está claramente definido en la región amazónica-guyanesa. No se descarta un patrón de penetración del grupo al sistema montañoso andino, como el observado para el otro centro de dispersión en Centroamérica: en efecto, Reyes-Castillo (1982) y Halffter (1987) describen un patrón de dispersión caracterizado por la penetración de Passalinae a los bosques mesófilos de pino y encino procedentes de las tierras bajas de México.

Reviste especial interés considerar, en futuros estudios, el papel de los bosques de galería en la Orinoquía colombiana como importantes áreas que facilitan procesos de dispersión para las especies.

Tabla 3. Lista parcial de las especies del género *Passalus* Fabricius, 1792 (Passalidae) registradas en Colombia.

Especie	Distribución en Colombia	Distribución en América
Passalus Convexus	META: Cubarral. Reserva La Macarena. Restrepo. SANTANDER: Charalá. PUTUMAYO: Orito.	Brasil, Colombia. Ecuador.
P. chingaencis	CUNDINAMARCA: P.N.N. Chingaza.	Colombia. (endémica?)
P. incertus	AMAZONIA: CAUCA: Munchique	Brasil, Colombia, Venezuela.
P. interruptus	CUNDINAMARCA: Fusagasugá, La Vega, San Miguel. MAGDALENA:	Centroamérica. Suramérica. Santa Marta.
P. latifrons	META: Fuente de Oro, R. La Macarena. CASANARE: Aguazul. CUNDINAMARCA: Junín. META: Acacías VALLE: Calima.	Brasil, Colombia Ecuador, Perú, Surinam.
P. umbriensis	AMAZONIA	Colombia
P. rugosus	AMAZONIA	Colombia
P. caelatus	AMAZONIA	Centroamérica, Suramérica
P. brevifrons	AMAZONIA	Colombia, Venezuela
P. buckii	AMAZONIA	Argentina, Brasil, Colombia
P. beilingi	AMAZONIA	Colombia, Venezuela
P. sulcatifrons	AMAZONIA	Colombia, Ecuador
P. confusus	AMAZONIA	Brasil, Colombia
P. curtus	AMAZONIA	Brasil, Colombia
P. epifanioides	AMAZONIA	Colombia, Guayanas
P. nasutus	AMAZONIA	Brasil, Colombia
P. gracilis	AMAZONIA	Colombia, Venezuela
P. kleinei	AMAZONIA	Colombia, Ecuador
P. spinifer	AMAZONIA	Brasil, Colombia, Perú

Los microhábitats y hábitos de alimentación las especies de Passalinae son muy homogéneos.

Los primeros son de carácter no expuestos y poco perennes, como corresponde a los sustratos bajo troncos arbóreos en descomposición; las dietas alimenticias se basan en material rico en celulosa (Castillo, 1987). Por este tipo de explotación del recurso, influido por el microhábitat, los insectos se denominan subcortícolas y parece ser un caso generalizado en la mayoría de especies de *Passalus* (Reyes-Castillo & Halffter, 1984). Estudios realizados han comprobado una estrecha relación entre el tipo de microhábitat ocupado por los organismos y las variaciones en el plan corporal; la mayoría de especies de Passalinae presentan cuerpos más robustos de forma semicilíndrica (Jonki & Kon, 1987).

Agradecimientos

Este trabajo se llevó a cabo como contribución al Programa de investigación para el desarrollo de la Ecología y Sistemática en la Pontificia Universidad Javeriana (Proyecto No. 1203-05-013-87), gracias al Convenio Colciencias-Inderena-E.A.A.B.-U. Javeriana. Los autores expresan sinceros agradecimientos a los doctores Rubén Restrepo M., Isabel de Arévalo y Gonzalo Andrade C., del Instituto de Ciencias Naturales (Universidad Nacional), quienes hicieron valiosas sugerencias al manuscrito final y facilitaron las tareas de consulta y revisión de la colección de los *Passalidae* existentes en la sección de Entomología del ICN. A los profesores de la Unidad de Ecología y Sistemática Henry Y. Bernal. Orlando Vargas, Jaime Correa y Julio M. Hoyos, por las revisiones al documento inicial y su continua colaboración durante las salidas de campo.

Literatura citada

Arnett, H. 1968. *The Beetles of the United States* (A manual for identification). Ann. Arbor. Mich. USA.

Blackwelder, R. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. *Bull. United States Nat. Mus.* 185: 189-341.

Boucher, S. 1986. Contribution a l'etude des Passalidae guyano-amazoniens (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Annls. Soc. Ent. Fr. (N. S.)* 22(4): 491-533.

Campbell, J. 1978. Status of Taxa in Canadá: Coleoptera *In:* Danks, H. *Memoirs of Entomological Society of Canadá.* 108: 1-573.

Candeze, E. 1861. Histoire des Metamorphoses de quelques Coleopteres exotiques. *Mem. Soc. R. Sci. Liége* 16: 343-344.

Castillo, M. 1987. Descripción de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el Bosque Tropical Perennifolio de la región de "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de grado (Biol.). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de Mexico.

Doesburg, P.H. Van. 1957. Over enige Passaliden (Col.) uit Colombia. *Ent. Ber.* 17: 22-23.

Gravely, F. 1918. A contribution towards the revision of the Passalidae of the World. *Mem. Indian Mus.* 3: 177-353.

Halffter, G. 1964. La Entomofauna Americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Ent. Mex.* 6: 1-108.

——— 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de montaña. *Folia Ent. Mex.* (39): 219-226.

——— 1987. Biogeography of the montane. Entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.* 32: 95-114.

Hincks, W. 1940. Systematics and faunistic notes on American Passalidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 2(12): 56-64.

Jarman, M. & Reyes-Castillo, P. 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zool. Mex.* 12: 13-22.

Johki, Y. & M. Kon. 1987. Morpho-ecological analysis on the relationship between habitat and body shape in adult Passalid Beetles (Coleoptera: Passalidae). *Mem. Fac. Kyoto Univ.* 12(2): 119-128.

Kaup, J. 1871. Monographie der Passaliden. *Berl. Entomol. Zeitschr.* 15: 1-126.

Luederwaldt, H. 1931. Notas sobre Passalideos americanos (Col., Lamell. 9, *Rev. Ent.* 1(1): 62-65.

Moreira, C. 1925. Insectos Coleopteros Pasalideos do Brasil, *Fauna Brasillense (N. S.)* 1: 1-52.

Reyes-Castillo, P. 1970. Coleoptera Passalidae: Morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Ent. Mex.* 20-22: 1-240.

——— 1982. Análisis zoogeográfico de los Passalidae Coleóptera: Lamellicornia en Mexico. en SALINAS, P. (ed.) 1982. *Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología.* Vol. 2: 1387-1397.

——— **& G. Halffter.** 1984. La estructura social de los Passalidae (Col., Lamell.). *Folia Entom. Mex.* 61: 49-72.

Schuster, J. & P. Reyes-Castillo 1981. New World genera of Passalidae (Coleoptera): a revision of larva. *An. Esc. Nal. Cien. Biol., Mex.* 25: 79-116.

Vulcano, M. & F. Ferreira. 1967. Sinopse dos Passalidae e Scarabaeidae S. Str. de regiao amazónica (Insecta: Coleoptera). *In: Atas do Simposio sóbre a Biota Amazónica.* 5: 533-607.

Wilson, E. 1971. *The Insects Society.* Harvard University Press. USA.